

La membrane basale qui limite en profondeur le chorion est susceptible d'avoir une importance très différente suivant les groupes d'Orbiculates. Dans les Orbes, où le système de protection reste discontinu et élastique, cette couche mésodermique est très développée et se relie aux tuniques musculaires sous-cutanées. Dans les Coffres, la basale est mince, mais sépare nettement la carapace de l'endosquelette. Enfin dans les Mômes, cette membrane est devenue indiscernable dans la tête car elle a été envahie par la couche profonde du chorion à l'état de tissu dur, et il y a connection intime entre cette couche et le crâne dermique, mais elle est visible dans le reste du corps, à la limite du derme.

## Placodermes et Elasmobranches

## Orbiculates

ORVIG		ROSEN	HOLLARD	
	POSITION	TISSUS DURS		
tissu conjonctif	ectodermi- que, mésoder- mique ou les deux	à la limite du du chorion et de l'épiderme	<i>émail</i>	extrémités des épines des Mômes, épines fines de Sphéroïdes
	mésoder- mique	les couches superficielles du chorion	<i>dentine</i> et <i>semi-dentine</i>	membrane basale  partie cen- trale des épi- nes des Mômes ; couche de <i>dentine</i> des plaques des Coffres
cartilage	mésoder- mique	les couches les plus pro- fondes du chorion et sous-cutanées	<i>os</i>	plaques ho- mogènes os- seuses des Mômes ; cho- rion durcides Mômes, pla- ques osseuses des Coffres
	fibreux	à l'intérieur ou auprès de l'endosque- lette dans le perichon- drium	tissu dur in- termédiaire entre l'os et le cartilage calcifié	membrane basale  —
	hyalin	dans l'endo- squelette	cartilage cal- cifié globu- laire et aré- olaire	membrane basale  crâne

## LES OS DERMQUES DU CRANE ET LA THÉORIE DE LA DÉLAMINATION.

On pourrait supposer à priori que l'existence de la carapace solide des Coffres, du tissu conjonctif dur des Mòles, entraînerait une réduction notable des éléments du crâne dermique chez ces Orbiulates. Or, il se trouve au contraire que cette voûte des os de membrane comporte un nombre exceptionnel d'éléments.

Le fait le plus saillant — comme on le verra dans les descriptions qui vont suivre, — est qu'on peut considérer que le crâne dermique est pour ainsi dire *dédoublé*. Sur une série médiane d'os impairs, souvent très développés, s'alignent de chaque côté les constituants du crâne dermique, mais au lieu de s'étaler sur un plan unique, ces os se placent en couches superposées, dont certaines comportent des éléments inhabituels. Cette disposition particulière évoque l'idée que les os se sont étagés successivement au cours du développement. Pour tenter d'expliquer cet aspect spécial, nous allons avoir recours aux notions que nous fournissent les Paléontologistes suédois. L'un d'eux, JARVIK, a pu récemment, en 1958 en liaison avec T. ORVIG, établir un principe de morphologie générale, la théorie de la *délamination*. Les recherches qui servent de base à cette théorie ont porté notamment sur des Requins et des Dipneustes, et s'appuient sur des études embryologiques de E. S. GOODRICH.

« ... Des générations d'os dermiques apparaissent successivement  
 « de la même manière dans la partie la plus externe du chorion en  
 « rapport avec la membrane basale qui sépare le chorion de l'épiderme.  
 « Dès que les éléments de première génération ont dépassé les premiers  
 « stades de leur développement, des cellules envahissantes les libèrent de  
 « la membrane basale et ils s'enfoncent de plus en plus profondément dans  
 « le chorion; puis une nouvelle génération osseuse dermique peut se  
 « former le long de la membrane basale, se libérer, s'enfoncer, etc... La  
 « formation répétée de générations osseuses dermiques superposées est un  
 « processus général concernant le squelette dermique dans son ensemble  
 « et a lieu en principe comme la *délamination* successive de lamelles cel-  
 « lulaires squelettogènes découverte par N. HOLMGREN (1940) au cours du  
 « développement embryonnaire des Requins. »

« ... Les parties externes de l'ectomésenchyme (chorion) ont un  
 « pouvoir de formation répétée de lamelles cellulaires qui peuvent succes-  
 « sivement être rejetées vers l'intérieur et donner naissance à des géné-  
 « rations squelettiques superposées, aussi bien endosquelettiques qu'exo-  
 « squelettiques. Toutes ces générations squelettiques ont même origine et  
 « apparaissent de la même manière au cours de l'ontogénie et le type de  
 « tissu squelettique qui apparaît dans chaque cas particulier dépend des  
 « conditions de milieu dans cette partie du chorion ou du conjonctif sous-  
 « cutané dans lequel a lieu essentiellement le développement de l'élément  
 « squelettique. Les différences entre les formations endosquelettiques et  
 « exosquelettiques résultent de la différenciation du chorion qui offre  
 « des conditions de formation tout autres que le conjonctif sous-cutané  
 « sous-jacent lâche dans lequel l'endosquelette apparaît finalement. »

La dernière remarque que termine cette citation mérite d'être particulièrement retenue en ce qui concerne la formation du dermo-crâne chez les Dipneustes et les Orbiculates. DEVILLERS en tenant compte des recherches de GOODRICH, HOLMGREN et WESTOLL, signale que dans *Neoceratodus* les plaques osseuses s'accroissent au neurocrâne sur le museau, mais qu'en arrière elles s'en détachent et que les muscles s'insinuent entre elles et l'endocrâne ; les canaux sensoriels céphaliques courent librement au-dessus des os, sous la couche d'écailles somatiques empiétant sur la tête.

Cans les Ostracionides, on trouve également un intervalle entre la carapace et le dermo-crâne, ce qui permet au système latéro-muqueux de jouer son rôle dans l'ostéogénèse dermique, alors qu'il n'est pas apparent à la surface du corps.

La théorie de la délamination paraît donc fournir une explication plausible de cette superposition de la carapace et des couches étagées d'os dermiques, chez les Coffres, dont nous avons signalé le caractère exceptionnel.

#### LA MULTIPLICITÉ DES OS ET LA THÉORIE LÉPIDOMORIALE.

Les Palaeoichthyologistes ont généralement considéré que l'on peut expliquer les variations de composition du crâne dermique par des fusions d'os, par des fragmentations suivies de refusions ou par l'envahissement d'un territoire osseux par des os voisins. La *théorie lépidomoriale* développée par E. STENSIO, T. ORVIG et E. JARVIK, montre avec clarté la véritable petitesse des unités de croissance osseuse, leur nature et les lois de leur fusion en unités plus complexes.

Les écailles placoides qui prennent naissance à partir d'une papille du chorion et dont la couronne prend une forme et une taille définitives ne peuvent plus s'accroître ni en hauteur ni latéralement. Or, en étudiant les Sélaciens permians du Groenland de la famille des Edestides, on reconnut que certaines écailles présentaient un type plus primitif et étaient susceptibles de croissance marginale. Celles-ci furent nommées *cyclomoriales* par opposition aux écailles placoides formées en une seule fois et appelées *synchronomoriales*. La croissance des écailles cyclomoriales se produit à partir de minuscules unités : les *lepidomoria*. Un *lepidomorium* comprend une couronne de dentine, recouverte par une couche mince d'un tissu rappelant l'émail, ainsi qu'une plaque basale osseuse réunie à la couronne par un col intermédiaire. Chaque *lepidomorium* prend naissance dans une papille du chorion en rapport avec une boucle vasculaire. Comme les écailles, les os dermiques sont formés par des unités lépidomoriales ; celles-ci peuvent subir, au cours du développement, des modifications de leur assemblage, et la théorie lépidomoriale donne en conséquence une explication simple des variations de l'étendue et du nombre des os dermiques, ainsi que ce qui se passe quand le squelette se dissout secondairement en unités plus petites. Elle est particulièrement applicable à la constitution du crâne des Ostracioniformes ;

dans chaque espèce existe un type ostéologique crânien, mais ce type peut changer dans ses détails chez les différents échantillons et même de chaque côté d'un même individu. Les limites et le nombre des os varient, mais sans qu'il y ait altération réelle de leurs territoires respectifs.



## CHAPITRE II

### OSTÉOLOGIE CRANIENNE

La protection assurée chez les Coffres par la carapace et chez les Poissons-lunes par la couche interne durcie du chorion, permet de constater dans l'ostéologie crânienne de ces Poissons des dispositions particulières qui relèvent de caractères archaïques ou marquent le début de phases évolutives. N'ayant pas à se modifier en vue d'un rôle défensif réel, le crâne a conservé sans altération la trace des facteurs essentiels de sa formation, et c'est ainsi qu'on trouve maintenues chez ces Poissons adultes des stades qui en général, ne représentent qu'un aspect transitoire et embryonnaire.

Les principes fondamentaux de cette ostéogenèse sont d'une part l'existence primordiale d'une série médiane d'os impairs, et d'autre part le dédoublement du crâne dermique par délamination.

#### A. — LA SÉRIE MÉDIANE DES OS IMPAIRS

Le nombre des éléments qui constituent la série médiane des os impairs dans les Ostracionides est tellement élevé qu'on est obligé de leur appliquer une nomenclature spéciale, en partie empruntée à la Paléontologie, et même pour certains d'entre eux de les désigner par des termes nouveaux. Dans certaines espèces, telles que *Ostracion cubicus* et *O. gibbosus* la série est presque complètement représentée et dans son ensemble elle comporte 10 os, à savoir :

- proethmoïde,
- ethmoïde,
- mesethmoïde,
- méta-ethmoïde,
- post-rostral,
- interfrontal antérieur,
- interfrontal (parfois double),
- interpariétal,
- préoccipital,
- supraoccipital.

L'*ethmoïde* qui fait saillie au début de la série, est reconnu comme un os de cartilage. Il en est de même pour le *supra-occipital* qui la termine.

Aucun des os de la série médiane n'est parcouru par des canaux sensoriels et ne présente d'orifices latéro-muqueux.

Le *proethmoïde*, l'*ethmoïde*, le *mésethmoïde* et le *metaethmoïde* appartiennent au complexe ethmoïdien que nous décrirons plus loin.

Nous avons cru devoir reprendre le nom de *post-rostral* qui désigne habituellement un os dermique se rencontrant chez les Poissons fossiles. Les Coffres paraissent être les seules formes actuelles où un os comparable par sa position et sa forme soit distinct, encore paraît-il être de structure différente ; en effet chez ces Poissons le *post-rostral* est isolé des autres os par sa consistance extrêmement molle et son aspect translucide. Il ne peut supporter la dessiccation, il s'amenuise, disparaît, et sa place est marquée par une zone de rupture sur un crâne sec. Il se maintient en adhérent simplement sans suture aux os qui l'entourent. Ces caractères ne semblent pas s'appliquer à un os dermique.

L'*interfrontal antérieur* est un petit os qui n'est visible distinctement que dans *Ostracion cubicus* et *O. gibbosus* ; peu consistant, il se présente comme une enclave à l'arrière du *post-rostral*.

L'*interfrontal* se rencontre de façon très fréquente avec de très grandes variations de forme ; il peut être simple, formant un flot entre les 2 frontaux, ou dédoublé ; souvent il est assez allongé pour séparer en ligne médiane les deux frontaux et dans ce cas il est tendre et mou et s'affaisse à la dessiccation en formant gouttière entre les os pairs (*Lactophrys*).

L'*interpariétal* est un os bien développé, solide, parfois translucide ; par son extension il arrive dans certaines espèces à diminuer la longueur de la suture médio-pariétale.

Nous avons cru devoir reconnaître sous le nom de *préoccipital* un élément osseux placé en arrière de l'interpariétal et formant enclave à la partie antérieure du supraoccipital. Cet os est souvent protubérant, et peut former un petit mamelon servant de centre aux lignes de relief de la partie postérieure du crâne (*O. gibbosus*).

Nous avons indiqué en tête de ce chapitre que l'abri de la carapace permettait chez les Ostracioniformes la conservation de caractères archaïques et de phases embryonnaires chez des Poissons adultes. Cette présence d'une série exceptionnelle d'os impairs en ligne médiane paraît entrer dans ces persistance évolutives.

Différents auteurs, notamment HAMMERBERGH et DEVILLERS exposent qu'aussi bien dans les Osteichthyes que dans les Chondrichthyes le toit du chondocrâne s'édifie à partir des éléments suivants : — un *pont épiphysaire*, parfois précédé d'un *pont paraphysaire* ; — le *lectum synoticum* ; — le *lectum posterius*. Ce dernier correspondant à la région occipitale. Ces divers éléments présentent des liaisons longitudinales dans le plan médian, à savoir : — la *taenia medialis anterior* qui unit entre eux le septum nasal et les ponts épiphysaire ; — la *taenia medialis posterior* entre le pont épiphysaire et le *lectum synoticum*.

Il existe donc dans un stade ombryonnaire chez les Osteichthyes une ligne de soutien cartilagineuse s'étendant du septum nasal jusqu'à la région otique. Or, c'est du septum nasal que dérive l'éthmoïde cartilagineux et de même le *lectum posterius* fournit le supra-occipital de même nature. La continuité des deux *taeniae* entre ces deux points d'appui du chondrocrâne ne permet-elle pas de suggérer qu'elles sont à l'origine de certains des os impairs de la série médiane ? A l'appui de cette hypothèse, on pourrait peut-être faire valoir que plusieurs des os de cette série, comme le post-rostral et les interfrontaux, paraissent constitués par une sorte de cartilage translucide et inconsistant et se distinguent ainsi de la texture fibreuse des os de membrane. On trouverait donc chez les Coffres adultes une persistance des *taeniae* embryonnaires fractionnées en éléments osseux impairs et médians.

Un autre argument intéressant est la régression de ces os dans la famille même des Ostracionides. Nous les trouvons au complet dans les types les plus primitifs comme *O. cubicus* et *O. gibbosus*, mais il n'en est pas de même dans les formes les plus évoluées, par exemple dans les genres *Lactophrys* et *Doryophrys*. La partie moyenne de la série, du post-rostral au dernier des interfrontaux, disparaît en effet par un rétrécissement progressif. Celui-ci est dû au rapprochement graduel des os dermiques pairs qui gagnent la ligne médiane pour se souder symétriquement. La place de cette suture nouvelle se substitue à la position des anciens os impairs et mous et la série médiane se transforme en *ligne suturale*. On trouve un stade de transition bien marqué dans *Doryophrys diaphanus* : les interfrontaux disparaissent en s'enfonçant sous les os dermiques ; le post-rostral est réduit à une marge étroite et molle entre le complexe éthmoïdien et les préfrontaux.

Dans la partie postérieure du crâne l'interpariétal garde longtemps son individualité, mais dans le genre *Lactophrys* il se scinde en deux fragments qui sont absorbés par les pariétaux (*L. cornutus*).

En résumé le crâne des types primitifs des Ostracionides offre une série médiane d'os impairs en nombre exceptionnellement élevé. On peut supposer que certains de ces os marqueraient une persistance d'éléments cartilagineux du crâne embryonnaire. Dans l'intérieur même de la famille on assiste à une régression de la majeure partie de ces os qui disparaissent sous la pression des os dermiques pairs en formant leur ligne suturale.

## B. — LE CRANE DERMIQUE ET SON DÉDOUBLEMENT : L'ÉPICRANE

En exposant dans le chapitre précédent la théorie de la délamination de JARVIK et ORVIG, nous avons indiqué qu'elle fournissait une explication à la structure particulière du dermo-crâne des Ostracionides. Celui-ci, — nous l'avons dit, — est en effet *dédouble* : les os sont étagés sur deux plans :